Pittieria 35 (2011): 71-83

ANATOMÍA DEL RAQUIS Y LA LÁMINA FOLIAR DE *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f) Wess. Boer Y *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (ARECACEAE, ARECOIDEAE)

Anatomy of the rachis and leaf blade *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f) Wess. Boer and *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (Arecaceae, Arecoideae)

Gelvis Alvarado[1] y Damelis Jáuregui[2]

[1]Postgrado en Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela.

[2]Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela

Resumen

Se realizó el estudio anatómico del raquis y la lámina foliar de *Attalea butyracea* y *A. maripa*, con el propósito de caracterizarlas, compararlas y aportar información de posible valor taxonómico. La investigación se efectúo sobre material foliar colectado en jardines botánicos y se procesó siguiendo las técnicas clásicas para su estudio con microscopía óptica. Las dos especies presentaron varios rasgos comunes, pero se distinguen por: el ancho de las regiones costales e intercostales en la epidermis abaxial, la presencia de hipodermis uni o biestratificada, de paquetes de rafidios, de un anillo interrumpido o no de esclerénquima en la nervadura central y por la variación en el número de vasos del metaxilema.

Palabras clave: anatomía, Arecaceae, *Attalea butyracea*, *Attalea maripa,* hoja.

Abstract

An anatomical study was performed of the rachis and the leaf blade of *Attalea butyracea* and *Attalea marip*a, in order to characterize, compare and provide information of potential taxonomic value. The investigation was performed on leaf material, collected in botanical gardens and was processed according to standard techniques for light microscopy. The two species share common features, but are distinguished by: the width of the rib and intercostal regions in the epidermis, the presence of unilateral or biestratificaded hypodermis, raphides packages, broken or not ring of sclerenchyma in the midrib and the variation in the number of metaxylem vessels.

Key words: anatomy, Arecaceae, *Attalea butyracea*, *Attalea maripa,* leaf.

Introducción

La anatomía vegetal contribuye a interpretar relaciones ecológicas, taxonómicas, fisiológicas y filogenéticas en plantas vasculares, en el caso de Palmae los estudios anatómicos son significativos en la determinación de características que permiten agruparlas y en el establecimiento de interrelaciones a nivel evolutivo (Uhl & Dransfield 1987). En la actualidad existen varios estudios anatómicos foliares en esta familia, pudiendo citarse los de: Tomlinson (1961, 1990), Glassman (1972) Robertson (1978), Pérez & Rebollar (2003), Ferreira & de Vilhena (2008), Chaimsohn *et al*. (2008), Millán & Khan (2010), Guevara

Recibido: 11/07/2011- Aceptado: 07/10/2011

et al. (2011) y Tomlinson *et al*. (2011), quienes han aportado información para la determinación de caracteres taxonómicos útiles en diferentes grupos. Recientemente, Horn *et al*. (2009) realizaron un estudio filogenético, consideraron la anatomía foliar de 161 géneros de la familia Arecaceae y discutieron la relación entre ésta, la biomecánica y la ecofisiología de las plantas. Asimismo, sugirieron que la anatomía foliar puede ser capaz de proporcionar algunos caracteres útiles para identificar especies, entre los que destacan la forma y contorno de las células epidérmicas típicas de la epidermis adaxial y de la hipodermis, la presencia de fibras (subepidérmicas adaxiales y no vasculares en mesofilo), la presencia de extensiones entre los haces vasculares y la epidermis adaxial, y el tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo, entre otras.

Attalea Kunth es uno de los géneros perteneciente a la familia Arecaceae (Palmae), subfamilia Arecoideae, tribu Cocoseae, subtribu Attaleinae, constituido por 29 especies, distribuidas principalmente en Suramérica (Dransfield *et al*. 2008). En Venezuela se encuentran cinco de ellas, en los estados Amazonas, Bolívar, Cojedes, Miranda, Sucre, Táchira, Trujillo y Zulia, creciendo en un rango de 50 - 600 msnm (Stauffer 2000). Algunos taxones se utilizan con fines medicinales u ornamentales, otros poseen potencial para la producción de aceites o son aprovechados por tribus indígenas para la construcción de viviendas y otras para la alimentación animal (da Silva *et al*. 2007, Balslev *et al*. 2008, Cordero *et al*. 2009). *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f) Wess. Boer y *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. constituyen elementos promisorios para varios de estos fines. Estas especies se distinguen morfológicamente por la altura que alcanzan sus individuos: en *A. butyracea* miden de 8 a 10 m de alto por 15 a 20 cm de diámetro, mientras que en *A. maripa* alcanzan 4 a 5 m de alto por 25-30 cm de diámetro; las pinnas están dispuestas en un solo plano en *A. butyracea* y en varios planos, generando un aspecto plumoso en *A. maripa*. *A.butyracea* crece en bosques ribereños estacionalmente inundables en un rango de los 80 a 120 msnm, *A. maripa* lo hace en sabanas y bosques medios entre los 120 a 200 msnm (Stauffer 2000).

El objetivo de este trabajo es caracterizar y comparar la anatomía foliar de las especies antes citadas con la finalidad de aportar información sobre las mismas e identificar caracteres de posible valor taxonómico.

Materiales y métodos

El material vegetal se colectó en el Jardín Universitario "Baltasar Trujillo" (JABUM), Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, UCV, Maracay y en el Jardín Botánico de la Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Doctor Tobías Lasser", UCV, Caracas.

Se dificultó colectar las hojas con un criterio específico, debido a que los individuos existentes son muy altos. Stauffer (2000) señala que los obstáculos que existen para coleccionar algunas palmas están vinculados con las características morfológicas de la planta o la accesibilidad de las mismas en el campo. Se colectó la hoja más baja de cada individuo, la cual se subdividió tomando porciones medias de

los folíolos ubicados en la región media del raquis, el cual también se colectó. Estos trozos fueron fijados en FAA (etanol 70%, formaldehído y ácido acético glacial), hasta su procesamiento.

Los segmentos de raquis y folíolos se colocaron en una solución de bicarbonato de sodio (1%) y se hirvieron dos veces consecutivas durante 10 min a fin de lograr su ablandamiento; se seccionaron a mano alzada, se tiñeron con azul de toluidina acuosa (1%) y se montaron en agua-glicerina 50% (v:v).

En secciones obtenidas a mano alzada, se realizaron pruebas histoquímicas, siguiendo los protocolos propuestos por Johansen (1940) y Kraus & Arduin (1997) a fin de determinar la presencia de grasas, lignina, taninos y cristales de sílice.

Para la obtención de las epidermis foliares, se realizaron macerados parciales, tomando fragmentos de folíolos (0,5 cm²aproximadamente), los cuales fueron colocados en hipoclorito de sodio comercial (5,25%), a temperatura ambiente (24 °C) durante un día; luego se realizaron lavados con agua destilada. Se tiñeron y montaron de forma semejante a lo expuesto para las secciones a mano alzada.

Las láminas obtenidas fueron analizadas y fotografiadas con un microscopio óptico NIKON E-200 con cámara incorporada Evolution LC Color.

Resultados

Lámina. En vista paradérmica, la epidermis adaxial presenta células típicas, cuadrangulares a rectangulares, de paredes rectas o ligeramente onduladas (Figuras 1A y 1B); mientras que en la epidermis abaxial, se observa diferenciación costal e intercostal (Figuras 1C y 1D). Las zonas costales son por lo general más anchas en *A. butyracea* (5-8 hileras) que en *A. maripa* (3-6 hileras), en ambos taxones están formadas por células largas y poligonales de paredes gruesas; las regiones intercostales se encuentran constituidas por células polimórficas y estomas, las primeras de diferentes tamaños organizadas en 4 a 8 hileras en *A. butyracea* y de 7 a 13 hileras en *A. maripa* (Figuras 1C a la F); los estomas son tetracíticos en las dos especies y se organizan en grupos de 2 a 4 (considerando el ancho de la región). Tricomas tectores, pluricelulares, hundidos, fuertemente lignificados en su base son evidentes en las regiones intercostales de ambas epidermis, en las dos especies. En el mesofilo se distingue una hipodermis uniestratificada en ambas caras (Figura 2A y 2B), sin embargo se presentan 2 capas de la misma en las proximidades de la nervadura central de la superficie adaxial de *A. butyracea* (Figura 2D). Seguidamente, se observan 2 capas de parénquima en empalizada, con células alargadas y estrechas, dispuestas perpendicularmente a la superficie; el parénquima esponjoso tiene pocos espacios intercelulares, con 5 a 7 capas de células ligeramente alargadas, dispuestas como las del parénquima en empalizada y en ocasiones redondeadas. Son evidentes células esclerenquimáticas aisladas o en grupos pequeños con paredes muy lignificadas, ubicadas mayormente debajo de la hipodermis adaxial (Figura 2B). Asimismo, son visibles idioblastos taníferos (Figura 2), los cuales dieron

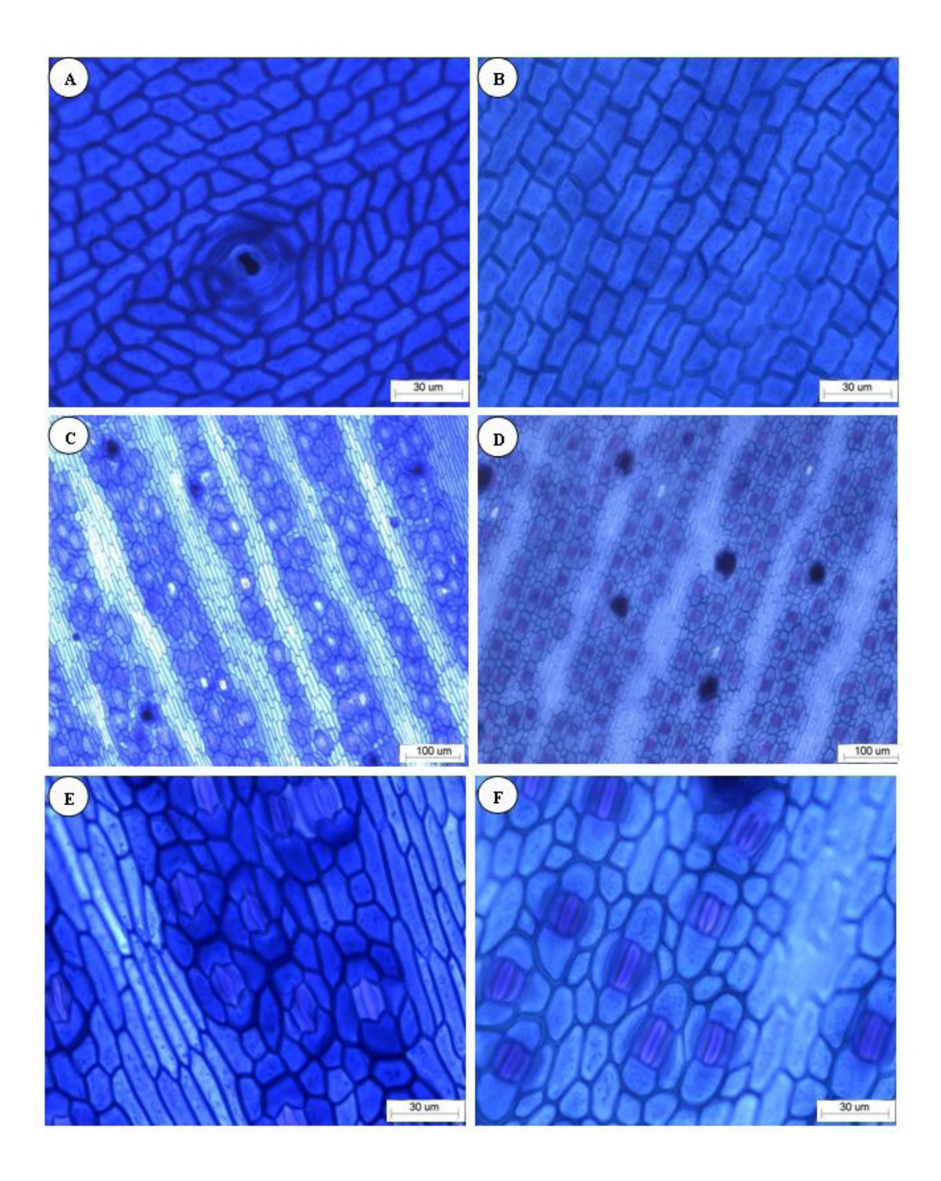


Figura 1. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial y abaxial con detalle de esta última en folíolos de Attalea butyracea (A, C y E) y A. maripa (B, D y F).

reacción positiva también ante la prueba de determinación de grasas. Sólo en *A. butyracea* se presentan rafidios (Figura 2F). Los haces vasculares son colaterales cerrados, con casquetes de esclerénquima hacia la cara abaxial en los haces menores (Figura 2B) y encerrados completamente por un anillo esclerenquimático en los haces mayores. Dichos haces se encuentran rodeados por células con cristales de sílice, de forma esférica-espinulosa (Figura 2C). Se presentan idioblastos taníferos asociados al tejido vascular (Figura 2E). En los haces mayores se observan de 1 a 2 vasos metaxilemáticos en *A. maripa*, y siempre 1 en *A. butyracea* (Figura 2E).

Nervadura central. Esta estructura es prominente hacia la cara adaxial en las dos especies (Figuras 3A y 3B). Las características del tejido epidérmico son similares a las descritas para la lámina en sección tranversal. Debajo de la epidermis adaxial, se distinguen de 5 a 6 capas de tejido parenquimático compacto con algunas células taníferas; mientras que antes de la abaxial se observan 2 a 3 estratos de células de expansión (Figuras 3A y 3B), las cuales se caracterizan por ser alargadas y de gran volumen en la nervadura propiamente dicha y se extienden hacia la semilámina. Intercaladas con ellas, se diferencian paquetes de esclerénquima e idioblastos taníferos. El tejido vascular está rodeado por un anillo de esclerénquima interrumpido por tejido parenquimático en *A. maripa* (Figura 3B) y cerrado por completo en *A. butyracea* (Figura 3A). Sin embargo, externamente al anillo se diferencian haces pequeños, rodeados completamente por esclerénquima, en número variable, mayor en *A. maripa* (Figura 3A y 3B). En el interior del anillo se distinguen 4 haces colaterales cerrados en ambas especies, uno grande ubicado hacia la superficie abaxial y 3 de menor tamaño organizados en forma de arco hacia la cara adaxial, claramente distinguibles en *A. maripa*, no así en *A. butyracea* (Figura 3A y 3B). El haz grande está formado por floema interrumpido por una banda de esclerénquima, que alcanza la mitad de la región floemática en *A. maripa*, mientras que en *A. butyracea* lo divide completamente; además en este haz vascular se distingue metaxilema y protoxilema, el primero formado por 3 vasos metaxilemáticos grandes en *A. maripa* y 2 en *A. butyracea*; los haces más pequeños tienen floema indiviso y están compuestos por 1 a 2 vasos metaxilemáticos, de relativo menor tamaño cuando se comparan con los del haz mayor.

Raquis. Epidermis adaxial y abaxial uniestratificadas, de células cuadrangulares en *A. butyracea* y ligeramente alargadas con la pared externa relativamente convexa en *A. maripa*, aunque en ambas especies las paredes de dichas células son gruesas. Los tricomas son similares a los descritos en el folíolo (Figura 3F). Seguidamente, se distinguen células parenquimáticas de paredes engrosadas, las cuales incrementan su tamaño y tienen paredes delgadas hacia el centro de la estructura (Figuras 3C a la F). Son visibles grupos de células esclerenquimáticas organizadas a modo de anillo interrumpido en la periferia y dispersos en la región más interna de la sección (Figura 3C a la F). Haces vasculares colaterales cerrados con gran cantidad de esclerénquima, esparcidos

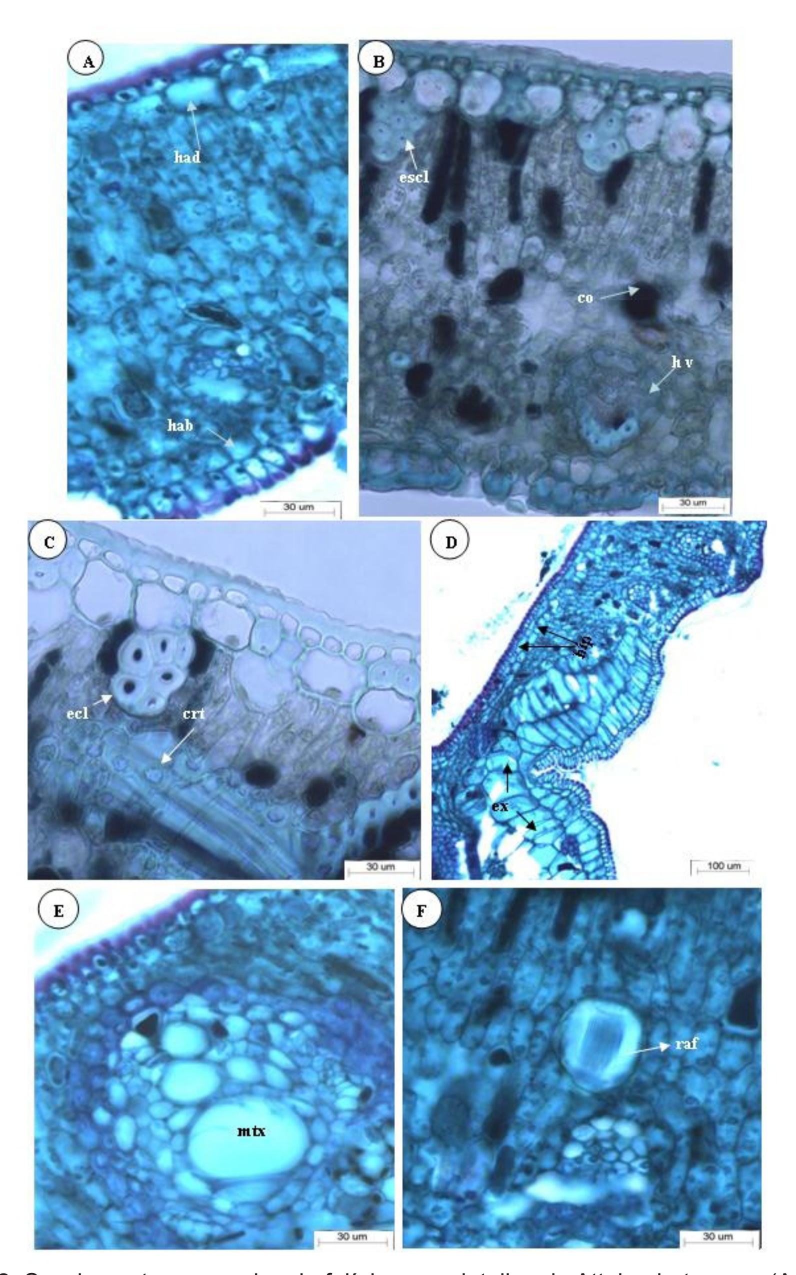


Figura 2. Secciones transversales de folíolos con detalles de Attalea butyracea (A, D, E y F) y A. maripa (B y C). crt: cristales; ct: células taníferas; escl: esclerénquima; ex: células de expansión; hab: hipodermis abaxial; had: hipodermis adaxial; hv: haz vascular; mtx: metaxilema; raf: rafidios.

en el tejido parenquimático (Figuras 3C y 3D), la mayoría de estos haces tienen floema interrumpido por esclerénquima y en el caso de *A. butyracea* comúnmente presentan 1 vaso metaxilemático, mientras que en *A. maripa* son frecuentes de 2 a 3.

Discusión

La estructura anatómica del folíolo y el raquis de las dos especies es muy similar; sin embargo, se observaron algunas diferencias.

La pared celular externa de las células epidérmicas más la cutícula puede considerarse marcadamente engrosada (superior a 7 µm en ambas epidermis, no se reportan los datos porque proceden de un bajo número de muestras), tomando en cuenta lo señalado por Roth (1984), funcionando posiblemente como mecanismo de protección ante la radiación solar a la que están sometidas las hojas de los individuos muestreados. A este respecto, se ha indicado que las cutículas medianamente gruesas (4-7 µm) a muy gruesas (>7 µm), considerando los rangos propuestos por Pyykkö (1966) están relacionadas con ambientes secos y pueden funcionar como protección contra la transpiración excesiva y como soporte mecánico frente a la acción de los vientos (Luque *et al*. 1999). En otras especies de palmas dichas paredes son delgadas, entre ellas en: *Phoenix dactylifera* L. (Costa *et al*. 2006) y en *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Guevara & Garzón 2008). Es posible que el hábitat donde hayan crecido las especies sea diferente o que sea un rasgo propio de cada especie, se requiere mayor investigación.

Las hojas de *Attalea* son hipostomáticas con estomas tetracíticos, correspondiéndose con lo indicado por Tomlinson (1990), quien estableció que, por lo general, los estomas en palmas son de ese tipo y están confinados en bandas estrechas en las regiones intercostales de la superficie abaxial del folíolo.

Los tricomas encontrados tanto en semilámina como en el raquis se corresponden con la descripción general dada por Tomlinson (1961) para las palmas, ya que él refiere que las células basales tienen paredes gruesas, generalmente esclerificadas y las distales tienen paredes delgadas. Los tricomas son poco frecuentes en hojas de palmas, sin embargo, los aquí descritos difieren de otras especies como *Jubaeopsis caffra* Becc. (Robertson 1978) y en especies de *Oenocarpus* (Ferreira & de Vilhena 2008).

La presencia de hipodermis es un rasgo común en las dos especies estudiadas, sin embargo, *A. butyracea* muestra dos capas en las proximidades de la nervadura central, en la cara adaxial, mientras que en *A. maripa* siempre se observó una. Tomlinson (1961) refiere la presencia de una a dos capas de este tejido en *Attalea.* Sin embargo, Tomlinson *et al.* (2011) utiliza este carácter para separar los géneros de Attaleinae, indicando que en este género comúnmente se presentan dos capas con inclusión de fibras, pero deja claro que los caracteres citados pueden tener imprecisiones cuando se ha examinado poco material del género. Se debe destacar que Glassman (1972) usó el número de capas hipodérmicas para separar especies de *Syagrus*, éste es el género con mayor número de especies

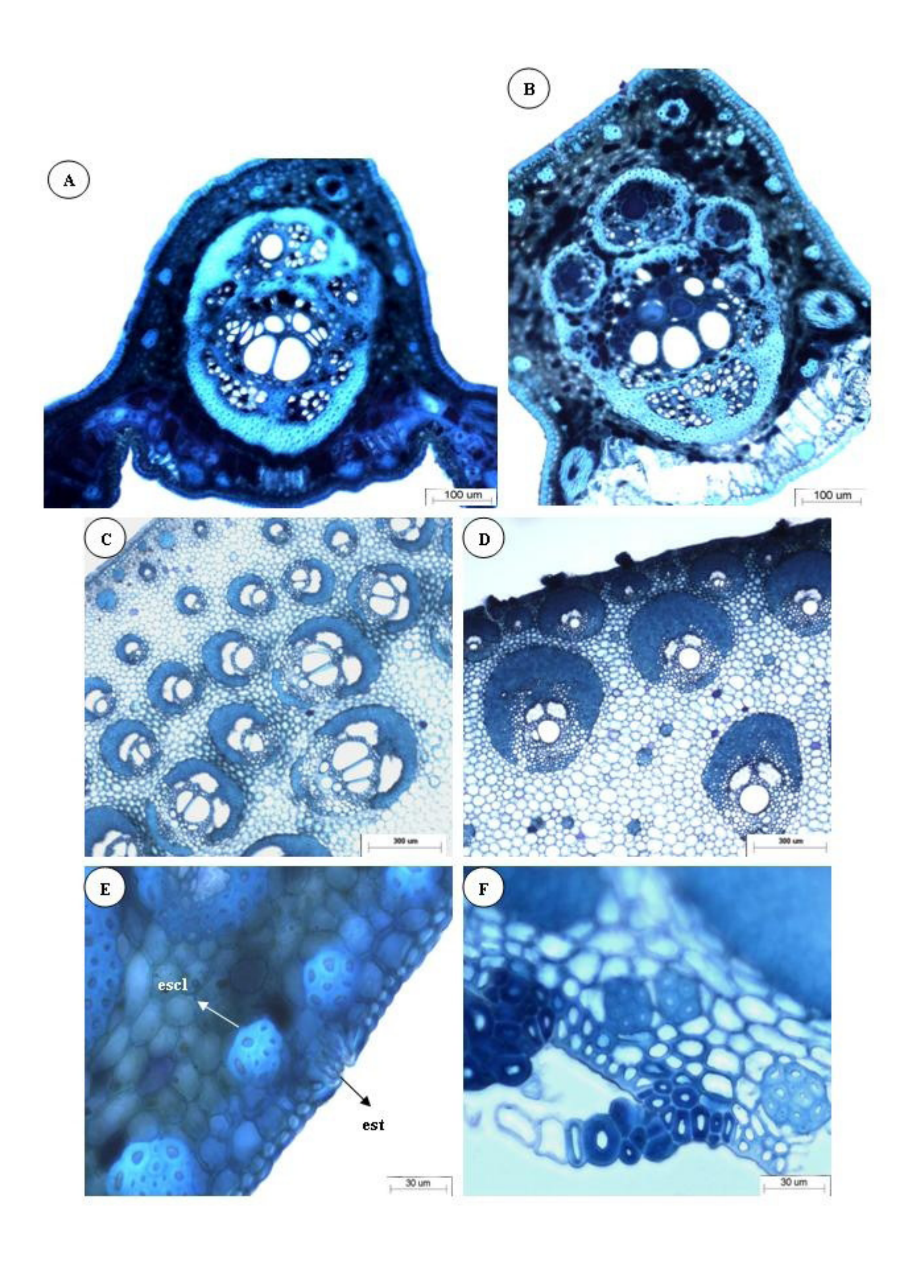


Figura 3. Secciones transversales de la nervadura central y algunos detalles del raquis en Attalea butyracea (A, D, E y F) y A. maripa (B y C). escl: esclerénquima; est: estoma.

en las Attalaineae. Chaimsohn *et al*. (2008) indicaron que la hipodermis está ausente en hojas de palmas que crecen bajo sombra, lo cual no es el caso de este trabajo. Las hipodermis multiseriadas han sido reportadas por Tomlinson (1990) como poco frecuentes en las palmas, de estar presentes son uniestratificadas, como ocurre en *A. maripa*, sin embargo, refiere varios arreglos e indica que el número de capas hipodérmicas es bastante constante en una región dada de la hoja.

A. butyracea y *A. maripa* presentan hojas bifaciales, en ocasiones las células del parénquima esponjoso próximas a la epidermis abaxial son alargadas y se disponen perpendicularmente a la superficie, por lo que tienden a ser equifaciales. Hojas bifaciales han sido reportadas para *Attalea* (Tomlinson 1961), en particular para *A. speciosa* (Tomlinson *et al.* 2011), en *Bactris gasipaes* Kunth (Chaimsohn *et al*. 2008) y en varias especies de *Oenocarpus* (Ferreira & de Vilhena 2008). Por otra parte, en *Sabal mauritiiformis* (H. Karst.) Griseb. & H. Wendl., *S. mexicana* Mart. y *S. yapa* C. Wright ex Becc. las hojas son equifaciales (Pérez & Rebollar 2003), al igual que en *Desmoncus orthacanthos* (Guevara & Garzón 2008). El desarrollo de folíolos bifaciales o equifaciales depende mayormente del estímulo que ejerce la luz, abundante en la zona de crecimiento de las especies bajo estudio, pero es probable que su intensidad no sea la misma en la superficie de los folíolos estudiados, ya que se muestreó la hoja más baja, la cual experimentaba sombreamiento producido por las hojas superiores. En *Oenocarpus*, se presentan hojas de ambos tipos, lo cual fue relacionado con variaciones en los factores ambientales de los lugares donde se encuentran creciendo las plantas (Ferreira & de Vilhena 2008).

Fibras no vasculares fueron observadas en el mesofilo de ambas especies, las mismas se encuentran en grupos o solitarias y están ubicadas principalmente en el límite de la hipodermis y el parénquima en empalizada, correspondiéndose con lo indicado por Tomlinson (1961), para el género *Attalea* quien indicó que en la mayoría de los géneros de la subfamilia Cocosoideae (Cocoseae, sensu Dransfield *et al*. 2008) los grupos de fibras se localizan subhipodérmicamente. La presencia de este tipo de fibras en contacto o no con la hipodermis es señalada por Tomlinson *et al.* (2011) como un rasgo común en hojas de la subtribu Attaleinae.

Dos tipos de cristales se evidenciaron en el mesofilo. El primero de ellos, cristales de sílice de forma esférica espinulosa que se hallaban en células pequeñas, próximas a los haces vasculares de ambas especies, mientras que el segundo tipo, rafidios, sólo se encontraron en idioblastos en *A. butyracea*. Los cristales de sílice observados corresponden a uno de los tipos señalados por Tomlinson (1961), Prychid *et. al* (2003) y Tomlinson *et al*. (2011) para las Arecaceae; las células donde se localizan han sido denominadas estegmata (Dransfield *et. al* 2008). A estos cuerpos se les han asignado varias funciones, entre las que citan: soporte estructural, protección ante el ataque de insectos y patógenos, control de la transpiración y retención de agua, además prevención del colapso celular ante condiciones secas, asimismo

se ha indicado que le confieren rigidez a los órganos donde se encuentran (Dransfield *et. al* 2008; Ferreira & de Vilhena 2009). En el caso de los rafidios, se ha indicado que actúan como depósitos de calcio y como defensa contra la herbivoría (Llarson, *et al*. 2001; Zona 2004).

La presencia de idioblastos taníferos pudiese vincularse con la protección contra la desecación, el ataque de animales y la putrefacción de la planta (Lindorf *et al*. 2006), es de destacar que estos compuestos suelen ser abundantes en muchas hojas y flores de palmas, reconocibles como depósitos de color pardo, homogéneos o granulares (Tomlinson 1961; Uhl & Moore 1971). Se ha señalado que estos compuestos pudiesen actuar como barrera para la penetración de luz ultravioleta en las plantas (Carvalho *et al*. 2009).

En el límite nervadura central-semilámina se observan células en expansión, las cuales son reconocidas bajo esta terminología por Tomlinson (1961, 1990), Pérez & Rebollar (2003), Ferreira & de Vilhena (2008) y Guevara & Garzón (2008) para diferentes especies de palmas. Dichas células probablemente son responsables de la expansión y flexibilidad de la hoja (Tomlinson 1961, 1990); debido a su función, probablemente Costa *et al*. (2006) y Chaimsohn *et al*. (2008) las consideran células buliformes.

El arreglo histológico de la nervadura central de ambas especies es semejante a lo reportado por Tomlinson (1990), destacándose el desarrollo prominente de esta región del folíolo hacia la cara adaxial, lo cual el autor antes citado asocia con hojas reduplicadas. A diferencia de lo indicado por ese autor, en las especies aquí estudiadas no se observó continuidad de la hipodermis de la semi-lámina foliar hacia esta estructura. Además, se presentaron diferencias en la organización del tejido vascular entre las especies, ya que en A. *butyracea* el tejido vascular está rodeado por un anillo esclerenquimático continuo y en *A. maripa* éste se encuentra interrumpido, definiendo con mayor claridad el número de haces presentes. Este arreglo del tejido conductor es semejante (con algunas variaciones) a lo observado en algunas especies de *Oenocarpus* Mart. (Ferreira & de Vilhena 2008). Otro rasgo que distingue las especies de *Attalea* es el número de vasos metaxilemáticos presentes en el haz mayor de la nervadura central. En especies de *Astrocaryum* G. Mey. y *Hexopetion* Burret se han registrado variaciones en el arreglo del sistema vascular de esta porción foliar, lo cual ha sido valorado como de interés taxonómico (Millán & Kahn 2010). Es necesario hacer un análisis de esta región foliar en un mayor número de especies de *Attalea* para establecer su importancia como rasgo diagnóstico.

Los raquis de ambas especies son muy semejantes en su estructura anatómica, distinguiéndose básicamente por el número y diámetro de los vasos metaxilemáticos, los cuales se presentan en mayor abundancia y tamaño en *A. maripa*. De la anatomía de esta parte de la hoja, se ha señalado muy poco en otros trabajos; en particular, en especies de *Oenocarpus*, se indicó la existencia de diferencias entre las especies al considerar bandas de células parenquimáticas con una forma y organización específica para cada taxa estudiado (Ferreira & de Vilhena

2008). En *Plectocomia himalayana* Griff., Isnard & Rowe (2008), hacen referencia a la presencia de una vaina externa de haces vasculares y paquetes de esclerénquima como los observados en las especies de *Attalea*. En *Desmoncus polyacanthos* Mart. y *Calamus tetradactylus* reportaron variación en el contorno de la sección transversal del raquis, dependiendo de si se trata de la porción proximal o distal de éste, lo cual asocian con los cambios en la rigidez de esta estructura (Rowe & Isnard 2009).

En este trabajo se identifican ciertos caracteres anatómicos cualitativos que permiten diferenciar las dos especies de *Attalea* bajo estudio (Cuadro 1), lo cual es contrario a lo expuesto por Tomlinson (1961), quien afirmó que no existían diferencias anatómicas de este tipo entre los representantes de las Arecoideae. Asimismo, Glassman (1999) indicó que la anatomía foliar de *Attalea* no proporciona muchos datos adicionales que puedan ser correlacionados con las características morfológicas. Es recomendable realizar estudios en otras especies de este género y en otros géneros incluidos en esta subfamilia para identificar caracteres anatómicos útiles taxonómicamente, ya que el estudio de Tomlinson (1961) se basó en sólo tres especies de *Attalea* y es claro que la estructura anatómica de la hoja aporta rasgos de valor diagnóstico, como lo demuestra el estudio extensivo realizado por Glassman (1972) en 51 especies de *Syagrus* y la evidencia mostrada por Glassman (1999) en sus dibujos esquemáticos de secciones transversales de pinnas de diferentes especies de *Attalea,* en los cuales se observan variaciones en el contorno de la nervadura central, en la distribución y tamaño de los haces vasculares y de los paquetes de fibras, así como en la extensión y arreglo del tejido en expansión. Tomlinson *et al*. (2011) reconoce que hay géneros relativamente grandes en esta subtribu, en los que no se ha revisado la variación anatómica de sus especies y señala la necesidad de efectuar estudios más detallados en la misma, utilizando diferentes enfoques.

Agradecimientos

Al Jardín Botánico Fundación Instituto Botánico de Venezuela “Doctor Tobías Lasser” UCV, Caracas y al Jardín Universitario “Baltasar Trujillo” (JABUM), UCV, Maracay por haber permitido la colección de muestras para realizar este trabajo.

Referencias bibliográficas

BALSLEV, H., C. GRANDEZ, N. PANIAGUA, A. MOLLER & S. HANSEN. Palmas (Arecaceae) útiles en los alrededores de Iquitos, Amazonía Peruana. *Rev. Peru. biol.* 15(supl. 1): 121- 132.

CARVALHO, D., C. BARROS & F. SCARANO. 2009. In situ variation in leaf anatomy and morphology of ***Andira legalis*** (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting Light environments in a Brazilian sandy coastal plain. *Acta Bot. Bras*. 23: 267-273.

CHAIMSOHN, F., M. MONTIEL, E. VILLALOBOS, & J. MORA. 2008. Anatomía micrográfica del folíolo de

la palma neotropical ***Bactris gasipaes*** (Arecaceae). *Rev. Biol. Trop*. 56(2): 951-959.

CORDERO, G., W. ALEMÁN, R. TORRELLAS, G. NOUEL, N. MACIEL, R. ESPEJO, & E. MOLINA. 2009. Características del fruto de la palma yagua (*Attalea butyracea*) y su potencial para la producción de aceites. *Bioagro* 21(1): 49-55.

COSTA, N., M. ALOUFA & J. LICHSTON. 2006. *Caracterização anatómica de* ***Phoenix dactylifera*** *L. (Arecaceae) cultivada in vitro e ex vitro*. Universidade Federal Do Rio Grande Do Norte. Brasil. 86 p. (Tesis de Maestría).

DA SILVA, P. 2007. Morfología vegetativa y reproductiva de las fases de desarrollo de *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (Arecaceae) en un bosque urbano en Manaus, Amazonas, Brasil. *Rev. Fav. Agron.* 24(1): 130-134.

DRANSFIELD, J., C. UHL, C. ASMUSSEN, W. BAKER, M. HARLEY & C. LEWIS. 2008. *Genera palmarum*. Second edition. Kew Publishing. 732 p.

FERREIRA, R. & R. de VILHENA. 2008. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae). *Acta Bot. Bras*. 22(4): 999-1014.

FERREIRA, R. & R. de VILHENA. 2009. Substâncias ergâsticas foliares de espécies de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae): caracteriçao histoquímica e ultraestructural. *Acta Amazon.* 39(4): 793-798.

GLASSMAN, S. 1972. Systematic studies in the leaf anatomy of palm genus ***Syagrus***. *Amer. J. Bot.* 59: 775-788.

GLASSMAN, S. 1999. A taxonomic treatment of the palm subtribe Attaleinae (tribe Cocoeae). *Illinois Biol. Monogr*. 59: 1-414.

GUEVARA, L. & P. GARZÓN. 2008. Morfoanatomía de órganos vegetativos aéreos en *Desmoncus orthacanthos* MART. (Arecaceae, Arecoideae). *Ernstia* 18(1): 71-88.

GUEVARA, L., F. STAUFFER & D. JÁUREGUI. 2011. Anatomía comparativa de la lámina foliar y sistemática en la subtribu neotropical Mauritiinae (Arecaceae, Calamoideae). *Brittonia* 63(3): 379-395.

HORN, J., J. FISHER, P. TOMLINSON, C. LEWIS, & K. LAUBENGAVER. 2009. Evolution of lamina anatomy in the palm family (Arecaceae). *Amer. J. Bot.* 96(8): 1462-1486.

ISNARD, S. & N. ROWE. 2008. Mechanical role of the leaf sheath in rattans. *New Phytol.*177: 643–652.

JOHANSEN, D. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York. 523 p.

KRAUS, J. & M. ARDUIN. 1997. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Edur. São Paulo. Brasil. 198 p.

LINDORF, H., L. PARISCA & P. RODRÍGUEZ. 2006. *Botánica: clasificación, estructura, reproducción*. Ediciones de la Biblioteca, Universidad Central de Venezuela. Caracas. 584 p.

LLARSON, H., R. PALMER & H. HORNER. 2001. Calcium oxalate crystals in developing seeds of soybean. *Ann. Bot*. 88: 243-257.

LUQUE, R., N. MENEZES & J. SEMIR. 1999. Anatomía foliar de *Lychnophora*

Mart. (Vernonieae: Asteraceae). *Plantula* 2: 141-152.

MILLÁN, B. & F. KAHN. 2010. Characterization of leaf anatomy in species of *Astrocaryum* and *Hexopetion* (Arecaceae). *Rev. Peru. Biol*. 17(1): 081-094.

PÉREZ, M. & S. REBOLLAR. 2003. Anatomía y usos de las hojas maduras de tres especies de *Sabal* (Arecaceae) de la Península de Yucatán, México. *Rev. Biol. Trop*. 51(2): 333-344.

PRYCHID, P., P. RUDALL, & M. GREGORY. 2003. Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. *Bot. Rev*. 69(4): 377-440.

PYYKKÖ, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn*. 3: 453-662.

ROBERTSON, B. 1978. Leaf anatomy of ***Jubaeopsis caffra*** Becc. Jl. S. *Africa. Bot*. 44: 127-141.

ROTH, I. 1984. *Stratification of tropical forests as seen in leaf structure*. W. Junk Publishers, Boston. 522 p.

ROWE, N. & S. ISNARD. 2009. Biomechanics of climbing palms and how they climb. *Plant Signal. & Behav.* 4: 875-877.

STAUFFER, F. 2000. *Tratamiento sistemático*. in F. Stauffer (Ed.). *Contribucion al estudio de las palmas (Arecaceae) del Estado Amazonas. Venezuela.* Scientia Guaianae 10: 35-120.

TOMLINSON, P. 1961. *Anatomy of the monocotyledons*. *II. Palmae*. Clarendon Press. Oxford. England. 453 p.

TOMLINSON, P. 1990. *The structural biology of palms*. Clarendon Press, Oxford, England. 492 p.

TOMLINSON, P., J. HORN & J. FISHER. 2011. *The anatomy of palms (Arecaceae-Palmae)*. Oxford, University Press, England. 251 p.

UHL, N. & J. DRANSFIELD. 1987. *Genera palmarum*. Kansas. Allen Press. 610 p.

ZONA, S. 2004. Raphides in palm embryos and their systematic distribution. *Ann. Bot*. 93: 415-421.